Потапов Р. Л. Основные этапы эволюции семейства Tetraonidae // Морфология, систематика и эволюция животных.— Л., 1978.— С. 29—30.
Потапов Р. Л. Семейство тетеревиных птиц, Tetraonidae, мировой фауны (эколого-морфологический анализ, систематика, филогения, эволюция, практическое значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— М., 1981.— 35 с.
Сыч В. Ф. Морфофункциональные особенности вентро-торакального комплекса мышц фазановых и тетеревиных птиц (Galliformes; Phasianidae, Tetraonidae) // Зоол. журн.— 1983.— **62**, № 11.— С. 1701—1708.
Сыч В. Ф. Морфология летательного аппарата тетеревиных и фазановых птиц.— Киев: Наук. думка, 1985.— 172 с.
Сыч В. Ф. Морфология локомоторного аппарата куриных птиц: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— Казань, 1990.— 33 с.
Штегман Б. К. Функциональное значение особенностей строения грудины у куриных птиц // Памяти акад. П. П. Сушкина.— М.; Л., 1950.— С. 129—134.
Berndt R., Meise W. Naturgeschichte der Vögel.— Stuttgart: Kosmos, 1962.— Bd. 2.— 679 s.
Bent A. C. Life histories of North American Gallinaceous birds // Smith. Inst. Nat. Mus. Bull.— 1932.— **162**.— 490 p.
Hayes G., Alerander R. McN. The hopping gaits of crows (Corvidae) and other bipeds // J. Zool., 1983.— **200**, N 2.— P. 205—213.
Hartman F. A. Locomotor mechanisms of birds // Smith. Misc. Coll.— 1961.— **143**, N 1.— P. 1—91.
Taylor C. R., Heglund N. C., Maloiy G. M. O. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. 1. Metabolic energy consumption us a function of speed and body size in mammals and birds // J. Exp. Biol.— 1982.— **97**.— P. 1—21.
Wetmore A. The birds of the Republic of the Panama.— Washington: Smithonian Institution, 1965.— 483 p.

Филиал Московского университета
(432000 Ульяновск)
Получено 04.12.91

Про роль морфо-функціональних кореляцій в утворенні аберантних типів будови локомоторного апарата у Galliformes. Сич В. Ф.— Вестн. зоол., 1992, № 4.— Виділено два аберантних типи будови локомоторного апарата, властиві Cracidae та Tetraonidae. Розглянуто адаптивні аспекти їх еволюційного становлення. Наведено докази на користь обмеженості можливостей незалежних адаптивних перетворень літального та наземного локомоторних апаратів, пов'язаних жорсткими морфо-функціональними кореляціями.

On the Role of Morpho-Functional Correlations in Aberrant Locomotory System Appearance in Galliform Birds. Sych V. F.— Vestn. zool., 1992, N 4.— Two aberrant types of the locomotory system are recognized: Cracidae-type and Tetraonidae-type. Adaptive aspects of their evolutionary establishment are considered. Possibilities of independent adaptive changes in flight and terrestrial locomotory systems are suggested to be limited by strong mutual morpho-functional correlations.

УДК 591.472

С. В. Пасечник

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА СЛЕПЫШЕЙ

Целью исследований было уточнение функциональной роли ложной суставной ямки на черепе слепышовых, а также выяснение возможных путей адаптогенеза челюстного аппарата *Spalax* в ряду грызунов в связи с усилением роющей деятельности.

Материал и методика. Материалом для исследований послужили представители семейства слепышовых, а также некоторые другие виды грызунов: *Rattus norvegicus, Rhombomys opinus, Ellobius talpinus, Cricetus cricetus.* Часть материалов была взята из фондов Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена, часть получена нами во время экспедиционных работ на территории Черновицкой, Херсонской, Черниговской и

Сумской областей Украины. Материал фиксирован в 4 %-ном растворе формалина. Препарирование велось под контролем МБС-2. Были сняты морфометрические показатели и сделаны соответствующие зарисовки и фотографии. Производилось также вскрытие суставных сумок челюстных суставов.

Для каждого черепа устанавливали следующие промеры: кондилобазальная длина черепа, общая длина верхнего и нижнего рядов постоянных коренных (от переднего края основания первого моляра до заднего края основания третьего моляра), длина мыщелка сочленовного отростка, высота нижней челюсти, максимальная длина носовых костей и длина суставной ямки (отдельно для слепышей измерялась общая длина истинной и ложной суставных ямок). Вычисляли отношение длины суставной ямки к кондилобазальной длине черепа, к длине верхнего и нижнего рядов постоянных коренных, к длине мыщелка сочленовного отростка, к высоте нижней челюсти, к максимальной длине носовых костей (таблица), а также отношение длины мыщелка сочленовного отростка к длине нижнего ряда коренных и к высоте нижней челюсти. Полученные результаты подвергались сравнительному анализу.

Проведен также анатомический анализ костей черепа, имеющих отношение к челюстному суставу.

При вскрытии нижнечелюстной суставной сумки выяснили, что ее края крепятся исключительно по периметру истинной суставной ямки. Сужаясь над хрящевым мениском, являющимся прокладкой между височной костью и суставным мыщелком, суставная сумка крепится латерально и спереди на теле сочленовного отростка, а медиально и сзади — непосредственно под сочленовной головкой. Нами подтверждено, что хрящевой мениск также остается в истинной суставной ямке, над передним краем мыщелка в момент, когда последний находится в ложной суставной ямке. Суставная сумка при этом соответственно растягивается. В этой связи возникает вопрос о соответствии названия «ложная суставная ямка» истинному положению вещей. Возможные пути формирования сумки в процессе адаптогенеза мы попытались выяснить сравнением аналогичных структур у близкородственных видов, в частности тех, которые рассматриваются как генерализованные.

Анализ данных об относительной длине истинной суставной ямки у слепышовых и суставной площадки у всех остальных видов, представленных в таблице, дает следующие результаты. Средние значения отношений длин суставных площадок по параметрам черепа и нижней челюсти, указанным выше, для *Cricetus cricetus* все без исключения гораздо ниже для аналогичных у всех остальных видов, особенно для слепышовых. Можно видеть, что те же значения для *Rattus norvegicus* и *Rhombomys opinus* уже значительно выше. Еще выше они для *Ellobius lutescens*. Если же обратиться к аналогичным значениям для слепышовых, то очевидно, что они значительно выше по отношению к таковым у всех остальных видов, причем для песчаного, буковинского, подольского и обыкновенного слепыша эти значения несколько выше, чем для белозубого слепыша.

Каких-либо закономерностей при сравнении отношений длин мыщелков суставных отростков к выше указанным параметрам нижней челюсти у всех исследованных грызунов не выявлено. Разве что отношения длин мыщелков к длине нижнего ряда коренных у слепышовых определенно выше, чем у всех остальных видов исследованных грызунов.

Из вышесказанного следует, что у видов, не роющих зубами (хомяк), относительная длина суставной площадки меньше, чем у видов, использующих иногда нижнюю челюсть для рытья (крыса и большая песчанка). У видов, занимающихся активной роющей деятельностью (слепушонки и, особенно, слепыши), относительная длина суставной поверхности значительно увеличивается. Все эти результаты, безусловно, подтверждают допущение, что при активной роющей деятельности должна была развиться способность нижней челюсти перемещаться в продольном направлении с большой амплитудой.

Сравним теперь строение сочленовных площадок у слепышовых и других исследованных видов. Сочленовная площадка на черепе у хо-

Отношение длин суставных ямок и мыщелков суставных отростков к некоторым промерам черепа исследованных видов грызунов $\frac{\text{(lim min — lim max)}}{\text{среднее значение}}$

Вид	1	2	3	4	5	6	7
Cricetus cricetus n=8	8,4—8,9 / 8,4	51—59 / 54	23—26 / 24	112—128 / 120	30—45 / 38	40—48 / 45,4	22—25 / 23,5
Rattus norvegicus n=10	11,9—12,8 / 12,5	64—67 / 65	31—37 / 33	142—152 / 150,1	35—42 / 40	60—63 / 61,5	27—30 / 29,5
Rhombomys opinus n=5	11,2—12,3 / 11,8	62—69 / 64	31—36 / 32	149—158 / 150	36—39 / 37,4	41—45 / 42,9	24—27 / 25
Ellobius lutescens n=6	16,9—19,1 / 18,1	68—71 / 70,1	34—38 / 35,5	166—169 / 167	38—45 / 41,5	39—42 / 41,5	28—31 / 30
Spalax leucodon n=12	16—21,5 / 19,5	85,1—138 / 121,8	38,5—52 / 45,6	150—232 / 191,4	45,2—63,6 / 55,3	56,7—73 / 63,3	26—34,9 / 29,1
S. arenarius n=15	17,8—21,7 / 20	101—156 / 130,5	44,4—70,2 / 50,5	157—212 / 184,1	51,8—64,7 / 52	53,3—87 / 71,8	27,6—40 / 32
S. graecus n=22	17,8—21,9 / 19,8	94,9—136 / 122,4	39,8—57,5 / 48,4	163—219 / 183,4	32,7—61,3 / 55,4	52,5—77,6 / 66,8	17,9—37 / 28,6
S. polonicus n=18	19,2—20,1 / 18,6	133—172 / 142,9	48,2—74,3 / 57,2	173—248 / 200,4	53,6—86,9 / 63	67,6—76 / 71,6	27,4—35 / 31,1
S. microphtalmus n=29	18,6—20,4 / 20	122—151 / 139,2	43,4—49,1 / 48,2	179—213 / 195,5	51,3—60 / 54,9	20,4—29 / 69,8	25,2—29 / 27,5

Примечание: 1 — $\frac{\text{L (f. glen.)}}{\text{L (конд. чер.)}}$; 2 — $\frac{\text{L (f. glen.)}}{\text{L } (m_1 - m_3)}$; 3 — $\frac{\text{L (f. glen.)}}{\text{L (nasale)}}$; 4 — $\frac{\text{L (f. glen.)}}{\text{L (сочл. мыщ.)}}$; 5 — $\frac{\text{L (f. glen.)}}{\text{h (н. чел.)}}$; 6 — $\frac{\text{L (сочл. мыщ.)}}{\text{L } (m_1 - m_3)}$: 7 — $\frac{\text{L (сочл. мыщ.)}}{\text{h (н. чел.)}}$.

мяка и крысы, как впрочем и у большинства других видов млекопитающих, с медиальной стороны ограничена височной костью, а с латеральной — ее скуловым отростком, отходящим под небольшим (35—40°) углом вниз. Небольшая длина суставной площадки не обеспечивает достаточно больших перемещений челюсти вперед — назад, в особенности у хомяка. Однако для этого вида, не совершающего роющих движений, нет необходимости иметь протяженную суставную поверхность. У большой песчанки как вида, ведущего более активную роющую деятельность по сравнению с предыдущими, наблюдаются уже некоторые перестройки в суставе. (Здесь необходимо отметить, что сравнения, приведенные ниже для исследованных нами грызунов, до определенной степени условны, так как данные виды принадлежат к различным группам.) Несмотря на то, что суставная площадка также с латеральной стороны ограничена скуловым отростком височной кости, угол его отхождения вниз уже несколько больше, чем у видов, рассмотренных ранее. Он составляет порядка 40—45°. У слепушонок и слепышей этот угол увеличивается до 85—90°, т. е. скуловой отросток отходит от височной кости во фронтальной проекции почти перпендикулярно. У слепушонок суставная площадка также находится у основания скулового отростка, но уже почти сместилась на тело височной кости. С латеральной стороны эту суставную площадку ограничивает ее приподнятый край, образованный в основании скулового отростка. Однако самая оригинальная конструкция челюстного сустава, безусловно, у слепышовых, истинная сочленовная площадка которых расположена исключительно на теле височной кости и скуловой отросток, как уже было сказано, никакого участия в ее образовании не принимает. Необходимо отметить в связи с этим тот факт, что суставные ямки правой и левой сторон и у слепышовых, и у песчанок, и у слепушонок расположены, если смотреть со стороны основания черепа, под определенным углом по отношению одна к другой. У слепышей этот угол составляет, по нашим данным, 35—40°, у слепушонок — 45—50°, у большой песчанки также 45—50°. Естественно поэтому предположить, что при перемещении мыщелков вдоль суставной ямки смещение их будет происходить не только в продольном, но и в поперечном направлении. У слепышовых это особенно заметно в связи с наличием подвижного симфиза, обеспечивающего достаточное сближение левого и правого суставных мыщелков. В силу этого мы допускаем, что величина угла отклонения суставного отростка может находиться в корреляtивной зависимости от степени роющей деятельности того или иного вида грызунов. Исходя из этого, можно объяснить, что у наиболее специализированных землероев, какими являются слепушонки и, в особенности, слепыши, угол отклонения скулового отростка от височной кости увеличивается, а суставная ямка смещается на саму височную кость, где латеральным ограничителем сустава является уже не скуловой отросток, а приподнятый край суставной ямки.

Ко всему сказанному необходимо добавить, что при сравнении особенностей строения истинной суставной ямки у слепышей различных видов выявились следующие различия. У песчаного слепыша сочленовная ямка узкая, с сильно развитым внутренним ограничивающим гребнем. Соответственно мыщелок нижней челюсти узкий и длинный; его ширина заметно меньше половины длины (38,8—45,2—48,2). В отличие от этого вида слепыши группы *Microphthalmus* имеют расширенную, со слабо развитым внутренним гребнем истинную сочленовную площадку и соответственно короткий и широкий сочленовный мыщелок нижней челюсти (его ширина в большинстве случаев превышает половину его длины — 50,0—57,5—66,7). У всех остальных видов, нами исследованных, ширина суставного мыщелка всегда значительно меньше половины длины. Можно предположить, что утолщение мыщелка в процессе

адаптогенеза происходило в коррелирующей зависимости с усилением роющей деятельности.

В заключение морфологического анализа истинной сочленовной площадки отметим, что устойчивость сустава обеспечивают мощные жевательные и височные мышцы, связки, а также довольно сильная поперечная мышца.

Исходя из последних данных по исследованию челюстного сустава, ложная сочленовная ямка рассматривается как ограничитель движения нижней челюсти назад. На первый взгляд, такое допущение вполне приемлемо, тем более, что нечто подобное имеется и у большой песчанки. Можно предположить, что таким ограничителем у них является барабанная камера. Однако, если учесть крепость апоневрозов жевательных мышц, а также височных, и, кроме того, их инерционную силу, то необходимость в ограничителе движения нижней челюсти назад становится сомнительной. Необходимо учитывать и то, что угол направления волокон мышц, отводящих нижнюю челюсть назад, в крайнем заднем положении нижней челюсти всегда больше 45°. Исходя из этого, совершенно ясно, что основное усилие давления мыщелка приходится не на ложную суставную поверхность, а на заднюю треть истинной сочленовной площадки.

На наш взгляд, инициирующими моментами в образовании ложной суставной ямки были не только требования биомеханики сустава, а морфологические перестройки данной области в связи с выталкиванием земли головой (перестройки заключаются в срастании скалистой и сосцевидной костей с затылочными костями с образованием специализированной площадки). При морфологической перестройке в височной области появились условия для смещения суставного мыщелка аборально, это оказалось полезным для биомеханики сустава при роющей деятельности и попало под контроль естественного отбора. Параллельно усилению функции рытья увеличивалась амплитуда продольного смещения мыщелка и удлинялась площадь поверхностного скольжения мыщелка за счет образования так называемой «ложной суставной ямки».

Нежинский пединститут
(251200 Нежин)

Получено 03.03.92

Морфо-функціональний аналіз щелепного апарата сліпаків (Mammalia, Spalacidae). Пасічник С. В.— Вестн. зоол., 1992, № 4.— Порівняльний аналіз будови і функцій щелепного апарата сліпаків та деяких інших гризунів. Показано можливі шляхи адаптації щелепного суглоба у зв'язку із спеціалізацією до риття.

Morpho-Functional Analysis of the Maxillary Organs in Mole Rats (Mammalia, Spalacidae). Pasichnyk S. V.— Vestn. zool., 1992. N 4.— A comparative analysis of the structure and functions of maxillary organs in *Spalax* and some other rodents. Possible adaptation ways of the maxillary anchylosis for burrowing are suggested.

ЗАМЕТКИ

Carinogammarus cinnamomeus (Dybowsky, 1874) = Echinogammarus borealis Sowinsky, 1915, syn. n.— Синонимия обосновывается тем, что один (из двух) сохранившихся синтипов *E. borealis* (Зоологический музей Института зоологии АН Украины, Киев) определен как молодая особь *C. cinnamomeus* по описанию и рисункам В. К. Совинского (1915); типы *C. cinnamomeus* не исследовались.— **В. В. Тахтеев** (Иркутский университет).